http://www.icn.unal.edu.co/ Caldasia 34(2):421-441. 2012

ESTABLECIMIENTO DEL NUTRIENTE LIMITANTE CON BASE EN LOS CAMBIOS DE LA ESTRUCTURA DEL ENSAMBLAJE FITOPLANCTÓNICO EN UN EMBALSE TROPICAL COLOMBIANO

Establishment of limiting nutrient based on the changes of phytoplankton assemblage structure in a tropical Colombian reservoir

JOHN J. RAMÍREZ-R.
ROIS GONZÁLEZ-B.
Instituto de Biología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Antioquia, Apartado 1226, Medellín, Colombia. johnra77@gmal.com: Autor correspondencia. *roisgonball7@gmail.com*

FERNANDO LEÓN GUTIÉRREZ-V.
Instituto de Química, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Antioquia, Apartado 1226, Medellín, Colombia. gt.fcen@exactas.udea.edu.co

RESUMEN

En un experimento de eutrofización artificial, se adicionó Nitrógeno en tres concentraciones y Fósforo en cuatro a muestras de agua de la superficie del embalse La Fe, con el fin de establecer el nutriente limitante para el ensamblaje fitoplanctónico. El agua enriquecida se colocó en bolsas plásticas transparentes de dos litros. Las colectas se llevaron a cabo quincenalmente (n = 12) durante seis meses. Se calcularon los valores de la serie de números de Hill, los de riqueza y los de equidad. Fueron construidas curvas de rango-abundancia cuya pendiente fue hallada mediante transformación lineal de las mismas. Con el fin de confirmar las hipótesis referentes a la variabilidad entre tratamientos, se usó un diseño de bloques con los tiempos de muestreo como variable de bloqueo. Los taxones encontrados correspondieron a 2 cianobacterias, 21 clorofitas, 13 diatomeas, 1 dinoflagelado y 2 criptofitas. La fertilización ocasionó que grupos como Cryptophyta, Dinophyta, Desmidiales y Zygnematales presentaran muy poca densidad y que las Euglenophyta nunca estuvieran presentes. Los cambios en la uniformidad del ensamblaje fitoplanctónico frente con la eutrofización fueron altamente significativos ($\alpha = 0.0309$). La riqueza no mostró cambios significativos con el enriquecimiento ($\alpha = 0.4940$). Por su parte, la velocidad de respuesta coincidió en términos generales con lo mostrado por la equidad; la significancia de los cambios en las pendientes ente tratamientos fue significativa ($\alpha = 0.0315$). La respuesta general de las Chlorococcales al enriquecimiento fue la de incrementar su densidad a medida que la eutrofización prosperaba, para luego disminuir progresivamente hasta el último tratamiento; dicha respuesta fue altísimamente significativa ($\alpha = 0.0000$). Aunque las cianobacterias del orden Chroococcales se comportaron en forma similar a las Chlorococales, su conducta no fue significativa entre tratamientos ($\alpha = 0.4347$). Las Bacillariophyta presentaron una respuesta altísimamente significativa frente al enriquecimiento ($\alpha = 0.0002$), pero inicialmente se presentaron en mayor densidad en el tratamiento correspondiente al agua del embalse sin ningún enriquecimiento,

para luego disminuir e incrementarse ocasionalmente en los tratamientos N_1P_1 y N_2P_1. La densidad total del ensamblaje estudiado ante el acrécimo de N y P mostró una respuesta altamente significativa (α = 0.0064). Los taxones muy abundantes y abundantes mostraron la mejor respuesta en comparación con la presentada por los raros. A medida que aumentó el número de taxones muy abundantes y se incrementó la eutrofización, la pendiente tendió a aumentar. En el caso de los taxones abundantes y raros, el comportamiento fue inverso, es decir, su número decreció en la medida en que la pendiente disminuyó y hacia donde se aumentó la eutrofización. Se concluye: 1) que el enriquecimiento artificial produjo un incremento diferencial de diferentes ensambles fitoplanctónicos, siendo más evidente el efecto sobre los taxones muy abundantes; 2) que durante el periodo estudiado el nutriente limitante fue siempre el Nitrógeno; y 3) que si en el embalse La Fe se iniciara un proceso de eutrofización en la fecha en la que comenzó esta investigación, las consecuencias serían: a) el aumento de la biomasa y la densidad algal, b) la desaparición de las Euglenophyta, y la disminución ostensible de las Cryptophyta, las Dinophyta, las Desmidiales y las Zygnematales; c) una dominancia alternada entre Chlorophyta, Cyanobacteria y Bacillariophyta; d) aparición esporádica de cianobacterias filamentosas heterocitadas; e) disminución de las diatomeas, especialmente a altas concentraciones de Nitrógeno, pero incrementos de las mismas en los periodos de profundización de la capa mezclada; y f) aumento del número de taxones muy abundantes y disminución de los abundantes y raros con el incremento de la eutrofización.

Palabras clave. Embalse tropical, nutriente limitante, variabilidad temporal, fitoplancton.

ABSTRACT

To establish the limiting nutrient for phytoplankton assemblage, in an experiment of artificial eutrophication three concentrations of Nitrogen and four of Phosphorus were added to samples of surface water from the reservoir La Fe. The enriched water was placed in clear two-liter plastic bags. The collections were made biweekly (n = 12) during six months. Values were calculated from the series of Hill's numbers, richness and evenness. Then, range-abundance curves were built and their slope was estimated using a linear transformation. To test the hypothesis concerning the variability between treatments, we used a block design with sampling times as a blocking variable. The taxa found corresponded to 2 cyanobacteria, 21 chlorophyta, 13 diatoms, 1 dinophyta and 2 criptophyta. Fertilization caused that groups such as Cryptophyta, Dinophyta, Zygnematales and Desmidiales had very little density and that Euglenophyta was never present. Changes in phytoplankton assemblage evenness compared with eutrophication were highly significant (α = 0.0309). The richness did not show significant changes with enrichment (α = 0.4940). The response rate expressed general agreement with that shown by the evenness; the significance of changes in slopes among treatments was significant (α = 0.0315). The overall response of the Chlorococcales to the enrichment was to increase its density as eutrophication prospered, and then the decline gradually until the last treatment; the response was significantly high (α = 0.0000). Although Cyanobacteria of the order Chroococales behaved similarly to Chlorococales, its behavior was not significant between treatments (α = 0.4347). The Bacillariophyta presented a highly significant response in

front of enrichment ($\alpha = 0.0002$), but initially they showed higher density in the water treatment of the reservoir without any enrichment, and then decreased and increased occasionally in N_1P_1 and N_2P_1 treatments. In front of increasing of N and P, the total density of assemblage showed a highly significant response ($\alpha = 0.0064$). The most abundant taxa and the abundant ones showed the best response compared with that submitted by the rare taxa. As increased the number of taxa very abundant and increased eutrophication, the slope tended to increase too. In the case of abundant and rare taxa, the behavior was reversed, *i.e.*, their number decreased as the slope decreased and where eutrophication increased. We conclude: 1) that the artificial enrichment produced a differential increase of different phytoplankton assemblages, the effect being more evident on the most abundant taxa; 2) that during the period the limiting nutrient was always nitrogen; and 3) that if in La Fe Reservoir began a process of eutrophication on the date which started this research, the consequences would be: a) the increase in algal biomass and density, b) the disappearance of Euglenophyta, and the ostensible decline of Cryptophyta, Dinophyta, Desmidiales and Zygnematales; c) an alternating dominance between Chlorophyta, Cyanobacteria and Bacillariophyta; d) sporadic occurrence of filamentous cyanobacteria heterocitated); e) decrease in diatoms, especially at high nitrogen concentrations, but increases in same periods in the mixed layer; and f) increasing the number of most abundant taxa and decreased of abundant and rare ones with the increasing of eutrophication.

Key words. Tropical reservoir, restrictive nutrient, temporary variability, phytoplankton.

INTRODUCCION

Cuando los balances de los principales nutrientes son cuidadosamente manipulados en un ambiente confinado, pueden verificarse los efectos de la eutrofización artificial en todos los niveles tróficos. Los resultados obtenidos darán una visión clara sobre el papel que cada nutriente desempeña sobre los organismos presentes en el ambiente manipulado (Henry & Tundisi 1982), para este caso en particular, sobre el ensamblaje fitoplanctónico. En la mayoría de los casos, dicho efecto se determina mediante la medición de los cambios en la concentración de clorofila a, y más raramente usando los sólidos volátiles como evaluadores ‘directos’ de la biomasa fitoplanctónica. Estos cambios brindan una respuesta general más referida a variaciones en la biomasa del agrupamiento y no establece, a un nivel más fino, los cambios en su composición y estructura, lo cual es lo que se pretende realizar en esta investigación.

El Fósforo es a menudo citado como el nutriente limitante en el control del fitoplancton en los lagos y embalses. No obstante, esta conclusión deriva mayormente de estudios realizados en regiones templadas de América del Norte y Europa. A pesar de ello, se ha desarrollado la idea simplista de que el crecimiento algal quedará limitado por el Fósforo en la mayoría de los lagos. En realidad, algunos estudios sugieren que los sistemas lacustres en la región tropical están más frecuentemente limitados por el Nitrógeno que por el Fósforo (Vincent *et al.* 1984), lo cual constituye otro de los propósitos del presente trabajo.

En los ambientes leníticos ecuatoriales, tropicales, y templados, aquéllos que se estratifican estacionalmente o que tienen una mezcla limitada a los primeros metros de la columna de agua, presentarán la más severa limitación de nutrientes debido a la separación de una zona de alta demanda de nutrientes y otra de acumulación de los mismos, por una

frontera transicional variable que impide el paso de material disuelto y gases; como consecuencia, en principio, los nutrientes se acumulan en las aguas más profundas. Estas aguas en las zonas ecuatoriales y tropicales presentan altas temperaturas (cuando comparadas con la temperatura de la misma profundidad en zonas templadas) que incrementan el metabolismo bacteriano y, consecuentemente, se produce anoxia de fondo que favorece la desnitrificación y con ello la pérdida de una mayor proporción del Nitrógeno inorgánico total que en los lagos templados. Esta condición ocasionaría una limitación por Nitrógeno en los lagos tropicales incrementada en aquellos más cercanos a la zona ecuatorial por las altas temperaturas reinantes casi todo el año (Lewis 2000, 2002). Un ejemplo clásico de este comportamiento lo constituye el Lago Titicaca, en la frontera entre Perú y Bolivia, en el cual la desnitrificación es un proceso dependiente de la extensión de la anoxia hipolimnética; prueba de ello es que en 1981 una capa de agua relativamente extensa del hipolimnio era anóxica y desprovista de nitrato mensurable (Wayne *et al.* 1991). Se puede también comentar que el proceso de fertilización interna, ya descrito en los años 60's para el lago Washington (E.U.A), provocaba la liberación de Fósforo en las capas inferiores, favoreciendo así la condición del Nitrógeno como limitante.

Varias investigaciones realizadas en el embalse La Fe (Hernani & Ramírez 2002, Estrada inéd., Vargas & Ramírez 2002, Arias 2007) han mostrado la condición anóxica del hipolimnio en este cuerpo de agua. Vergara (inéd.) aplicó en el año 2005 el número de Wedderburn para cuantificar la intrusión de agua del metalinio en epilimnio del cuerpo de agua y encontró que, para el periodo de muestreo, la zona de presa del embalse estaba establemente estratificada y que el agua del metalimnio penetraba en el epilimnio En el mismo año, Córdoba (inéd.) en muestreos nictemerales efectuados durante diez meses ratificó la condición anóxica hipolimnética en la presa del embalse, y postuló que era ocasionada por la atelomixis parcial del cuerpo de agua que restringe la mezcla a la parte superior del mismo. Estas investigaciones confirman la condición expresada por Lewis (2000, 2002) y dejan entrever la posibilidad de que sea efectivamente el Nitrógeno, y no el Fósforo, el nutriente limitante para el fitoplancton en este sistema acuático.

Una primera evidencia de esta suposición fue suministrada en el año 2001 por la investigación de Vásquez (inéd.) quien modeló la conducta del Fósforo en este sistema lacustre y concluyó que la forma predominante del mismo en el sedimento es la orgánica y que si cesaran las cargas entrantes al embalse, el aporte de Fósforo proveniente de este compartimiento ecosistémico (carga interna) dada la anoxia presente constantemente, demoraría aproximadamente 9.2 años en ser estabilizado. Basados en esta primera aproximación, no sería dado esperar que en la columna de agua, el Fósforo fuese el nutriente limitante y si el Nitrógeno.

Una confirmación experimental inicial de lo propuesto por Lewis y esbozado en la investigación de Vásquez, fue proporcionada por Ramírez *et al.* (2005), en un experimento de eutrofización artificial realizado durante quince días en el mes de junio (un periodo de transición entre los periodos lluvioso y seco) del año 2001 en la zona limnética del embalse. Los autores encontraron que el nutriente limitante en ese periodo y en esa zona del cuerpo de agua era el Nitrógeno y no el Fósforo.

Con base en lo propuesto por Lewis (2000, 2002), en la permanencia temporal del patrón de estratificación y la anoxia reinante en el compartimiento hipolimnético (Vergara inéd., Córdoba inéd.), en lo concluido por Vásquez (inéd.), y en lo obtenido por Ramírez,

Vargas & Gutiérrez (2005), esta investigación pretende establecer durante un periodo de seis meses, cuál es el nutriente limitante. Si la estratificación es *permanentemente estable* y el hipolimnio *constantemente anóxico*; y si estas condiciones *favorecen la desnitrificación* y *la salida de Nitrógeno en forma gaseosa* según lo prevé Lewis (2002); y si la densidad del fitoplancton y la de los taxones indicadores de esta condición es baja en los tratamientos sin Nitrógeno y aumenta con el enriquecimiento, entonces en el embalse La Fe el nutriente limitante es este elemento.

MATERIALES Y MÉTODOS

El embalse La Fe está situado en el municipio de El Retiro (6° 06' 00''N-6° 06' 30''N y 75° 29' 00''W-75° 30' 00''W), con variación actitudinal entre 2128 y 2157 msnm, mayor información sobre el área de estudio puede consultarse en Hernani & Ramírez (2002) y Vargas & Ramírez (2002). Es un embalse de carácter multipropósito, utilizado principalmente para abastecimiento de agua potable y recreación y, adicionalmente, para generación de energía hidroeléctrica. El vertedero del embalse puede descargar en condiciones normales 690 $m^3.s^{-1}$. De su volumen total (14-15 Mm^3), 12 son utilizados para regular conjuntamente con el bombeo del río Pantanillo un caudal de 8.0 $m^3 \cdot s^{-1}$ destinado al acueducto metropolitano del Valle de Aburrá a través de la planta de tratamiento de la Ayurá, localizada en el municipio de Envigado (Abuchaibe *et al.* 1988). Su cuenca de captación se sitúa en su totalidad en la formación vegetal bmh-MB, caracterizada por una precipitación media anual entre 2000 y 4000 mm (Espinal 1985).

Este embalse es abastecido por afluentes naturales que llegan por gravedad (quebradas Las Palmas y Espíritu Santo que entran por el Norte; y Boquerón, San Luis y Potreritos que desemboca en la quebrada San Luis y penetran por el Oeste), y por aguas importadas provenientes de las cuencas de los ríos Piedras, Buey y Pantanillo mediante un sistema de bombeo desde el río Pantanillo que alimenta al embalse durante los períodos de estiaje. Las aguas del río Pantanillo son tratadas en una planta de tratamiento secundario localizada en el municipio de El Retiro, antes de ser bombeadas al embalse, lo que disminuye la entrada de material particulado, pero no la del material disuelto. Otras características del cuerpo de agua se presentan en la Tabla 1. Más información sobre el mismo puede consultarse en Sierra & Ramírez 2000, Hernani & Ramírez (2002), Ramírez *et al.* (2005).

Tabla 1. Valores de los principales parámetros morfométricos del embalse del embalse La Fe (Hernani & Ramírez, 2002).

Característica	Valor
Altitud (cota máxima)	2155.0 m
Localización	75° 30' 15" Oeste y 06° 06' 50" Norte
Caudal medio extraído	8.0 m^3s^{-1}
Tiempo de retención	18.0-29.0 días
Área superficial	143.0 a 173.0 km^2
Volumen	14.0 a 15.0 Mm^3
Perímetro	8.0 km
Profundidad media	9.9 m
Profundidad máxima	27.0 m
Índice de desarrollo de la línea costera (F)	2.2
Índice de desarrollo de volumen (D_V)	1.1
Profundidad relativa (D_r)	2.1%

Diseño experimental. Durante un periodo de seis meses y a intervalos quincenales se tomaron muestras superficiales de agua de la zona limnética del embalse. Anticipadamente el agua fue enriquecida con Nitrógeno (N) y Fósforo (P) en diferentes concentraciones y depositada en bolsas transparentes de dos litros que pendían de una escalera e incubadas en la superficie del cuerpo de agua. El total de muestreos efectuado durante los seis meses fue de doce. Las bolsas utilizadas

como limnocorrales eran de material plástico inerte antirreflectivo, transparente y del menor calibre que se halló en el mercado.

La posición de las bolsas en las escaleras fue aleatorizada. Se probó el efecto de la adición de Nitrógeno (KNO_3) en tres concentraciones [0 µgN.l^{-1} (N_o); 500 µgN.l^{-1} (N_1)**;** 1000 µgN.l^{-1} (N_2)], y de la adición de Fósforo (KH_2PO_4) en cuatro concentraciones [0 µgP.l^{-1} (P_o); 10 µgP.l^{-1} (P_1); 50 µgP.l^{-1} (P_2) y 100 µgP.l^{-1} (P_3)]. El primer tratamiento (N_oP_o) consistía en agua del embalse sin enriquecer. Se consideraron doce tratamientos por duplicado para un número total de 24 bolsas. Para esta investigación, se analizó solamente una bolsa de cada tratamiento [(N_oP_o (0N:0P), N_oP_1 (0N:10P), N_0P_2 (0N:50P), N_oP_3 (0N:100P), N_1P_o (500N:0P), N_1P_1 (50N:1P), N_1P_2 (10N:1P), N_1P_3 (5N:1P), N_2P_o (1000N:0P), N_2P_1 (100N:1P), N_2P_2 (200N:1P), N_2P_3 (10N:1P)] para un total de doce bolsas de las 24 iniciales. En el laboratorio se fijaron 500 ml de la muestra, previamente agitada, con Kl-I_2-ácido acético. Los frascos conteniendo las muestras se guardaron al oscuro y en frío. Posteriormente, los organismos contenidos en ellos se identificaron hasta el mayor nivel taxonómico posible en un microscopio binocular normal utilizando material bibliográfico especializado. En un microscopio invertido fueron contados 70 campos aleatorios en cámaras de sedimentación de 25 ml. La abundancia se registró como densidad en ind.l^{-1}, considerando individuos a los filamentos, cenobios, colonias y organismos unicelulares.

Tratamiento de los datos. Se consideraron como variables independientes al tiempo de muestreo y a los tratamientos, y como variable de respuesta o dependiente a la densidad de los organismos. Considerando la variabilidad de este último atributo se evaluó el efecto del tratamiento en la densidad de los organismos del ensamblaje fitoplanctónico y en los cambios en la composición de taxones durante el tiempo considerado.

Para cada tratamiento en cada tiempo de muestreo se construyeron curvas de rango–abundancia a las que se les halló la pendiente mediante una transformación lineal. Los cálculos de riqueza (N_0), diversidad de Shannon & Weaver (H’), dominancia de Simpson (Ds) y equidad (J’) se efectuaron con el programa Past v. 0.2. Se computaron también los valores de la serie de números de Hill (1973): N_1 (taxones muy abundantes = $e^{H'}$), N_2 (taxones abundantes = 1/Ds) y N_3 {taxones raros = [N_0 – (muy abundantes + abundantes)]}. Tanto N_1 como N_2 y N_3 se computaron en Excel. Los valores negativos de los taxones raros se asumieron como cero. Las tendencias estructurales del ensamblaje se interpretaron usando la equidad (por ser adimensional y directamente proporcional a la diversidad) y la riqueza.

Las matrices obtenidas para cada tratamiento (filas: n taxones o 12 tratamientos x columnas: 12 tiempos de muestreo) se integraron en el tiempo totalizando la densidad de cada taxón o de cada tratamiento, o calculando la media aritmética de los índices y las pendientes. Una vez efectuados los cálculos anteriores y con el fin de establecer el comportamiento de los ensambles individuales y del ensamblaje del fitoplancton frente al enriquecimiento se construyeron figuras de densidad total = f(tratamiento), densidad total de Chlorococcales, Chroococcales y diatomeas = f(tratamiento), equidad media = f(tratamiento), riqueza =(tratamiento) y pendiente media = f(tratamiento). Para determinar cuál de los tres tipos de taxones presentes (muy abundantes, abundantes y raros) en las curvas rango-abundancia se relacionaba mejor con la pendiente de las mismas, se efectuó un análisis de regresión y correlación lineal simple.

Para corroborar la hipótesis nula referente a la no variabilidad entre tratamientos para la equidad, la riqueza, la densidad de Chlorococcales, la densidad de Chroococcales, la

densidad de diatomeas, la densidad total y las pendientes de las curvas rango-abundancia, se usó un diseño de bloques con los tiempos de muestreo como variable de bloqueo. Previamente fueron analizados los supuestos correspondientes al análisis de varianza. La riqueza no fue transformada; las densidades de las Chlorococcales, Chroococcales y diatomeas lo fueron con Log(x_i +1); y la densidad total y las pendientes con Log(xi).

RESULTADOS

La Tabla 2 presenta los taxones encontrados, correspondientes a 2 cianobacterias, 21 clorofitas, 13 diatomeas, 1 dinoflagelado y 2 criptofitas. La fertilización ocasionó que grupos como Cryptophyta, Dinophyta, Desmidiales y Zygnematales presentaran muy poca densidad y que las Euglenophyta nunca estuvieran presentes. Los taxones más abundantes entre las Chlorophyta fueron Chlorococcales s.i y los géneros *Schroederia, Monorraphidium* y *Scenedesmus*. En las Cyanobacteria las dominantes fueron las Chroococcales s.i. Las Bacillariophyta presentaron como dominantes a *Cyclotella* sp., *Nitzschia* sp. y *Synedra* sp.

En la Figura 1 puede observarse que la uniformidad del ensamblaje fitoplanctónico tendió a una leve disminución hasta el tratamiento N_1P_1 para luego decrecer más rápidamente a medida que el enriquecimiento progresaba hasta N_1P_3 y estabilizarse hacia los tres últimos tratamientos. Los cambios de esta variable con la eutrofización fueron altamente significativos ($F = 2.95$, $\alpha = 0.0309$).

La riqueza (Fig. 2) disminuyó hasta el tratamiento N_0P_2 y luego presentó una directriz más o menos uniforme hasta el tratamiento N_1P_2 para posteriormente disminuir con el enriquecimiento. Sin embargo, estos cambios no fueron considerados significativos por el análisis de varianza realizado ($F = 0.95$, $\alpha = 0.4940$).

La velocidad de respuesta –mostrada por la pendiente de la curva rango–abundancia en cada tratamiento– coincidió en términos generales con lo mostrado por la equidad, disminuyendo levemente hasta hacerse casi asintótica a medida que se incrementó la concentración de Nitrógeno en las bolsas hasta el tratamiento N_1P_2, luego disminuyó hacia N_1P_3, pero a partir del tratamiento N_2P_0 la tasa de cambio aumentó hasta el último tratamiento (Fig. 3); la significancia de los cambios en las pendientes ente tratamientos fue significativa ($F = 12.67$, $\alpha = 0.0315$).

La repuesta general de las Chlorococcales al enriquecimiento fue la de incrementar su densidad a medida que la eutrofización prosperaba, para luego disminuir progresivamente hasta el último tratamiento (Fig. 4); dicha respuesta fue altísimamente significativa ($F = 7.61$, $\alpha = 0.0000$). Aunque las cianobacterias del orden Chroococcales (Fig. 5) se comportaron en forma similar a las Chlorococales, su conducta no fue significativa entre tratamientos ($F = 1.02$, $\alpha = 0.4347$).

Las Bacillariophyta (Fig. 6) presentaron una respuesta altísimamente significativa frente al enriquecimiento ($F = 3.66$, $\alpha = 0.0002$), pero inicialmente se presentaron en mayor densidad en el tratamiento correspondiente al agua del embalse sin ningún enriquecimiento, para luego disminuir e incrementarse ocasionalmente en los tratamientos N_1P_1 y N_2P_1.

La densidad total del ensamblaje estudiado ante el acrécimo de N y P (Fig. 7) mostró una respuesta altamente significativa ($F = 2.54$, $\alpha = 0.0064$) y muy similar a la de los Chlorococcales.

En las figuras 4, 5 y 7 se muestra que hay dos momentos en las curvas: uno en el cual aplica el principio del mínimo de Liebig y otro en que opera el principio de tolerancia de Shelford; sin embargo, en la figura 5 estos dos momentos no son tan evidentes. Nótese

también que, con excepción de la figura 7, en todas ellas la tendencia general muestra que sus valores se incrementaron en general hasta el tratamiento N_2P_0 para luego disminuir progresivamente.

Tabla 2. Lista de los taxones hallados en el experimento de enriquecimiento en la presa del embalse La Fe (s.i. taxón no identificado más allá de orden).

División	Orden	Taxón
Chlorophyta	Volvocales	*Pteromonas* sp.
		Chlamydomonas sp.
		Streptomonas sp.
	Chlorococcales	Chlorococcales s.i
		Monorraphidium sp.
		M. tortile
		M. arcuatum
		Scenedesmus sp.$_1$
		Scenedesmus sp.$_2$
		Closteriopsis sp.
		Schroederia setigera
		Oocystis
		Kirschneriella
		Closteriopsis longissima
		Sphaerocystis sp.
		Ankistrodesmus sp.
		Crucigenia sp.
	Desmidiales	*Staurastrum paradoxum*
	Zygnematales	*Ulothrix* sp.
		Spyrogira sp.
	Oedogoniales	*Bulbochaete* sp.
Bacillariophyta	Biddulphiales o Centrales	*Thalassiosira* sp.
		Cyclotella sp.
		Stephanodiscus sp.
	Bracillariales o Pennales	*Synedra* sp.
		Navicula sp.
		Nitzchia sp.
		Gomphonema sp.
		Roicosphaenia sp.
		Ulnaria ulna
		Pinularia sp.
		Cymbella sp.
		Fragillaria sp.
		Cocconeis sp.
Cyanobacteria	Chroococcales	*Chroococcus* sp.
		Chroococcales s.i
Dinophyta	Dinophysiales	*Ceratium* sp.
Cryptophyta	Cryptomonadales	*Rhodomonas* sp.
		Cryptomonas sp.

Las figuras 8, 9 y 10 muestran la tasa de cambio de la densidad por taxón frente a diferentes sectores de la curva de rango-abundancia, representados por los taxones muy abundantes, los abundantes y los raros de dicha curva. Los taxones muy abundantes (r^2 = 69.6%) y abundantes (r^2 = 76.9%, Figs. 8 y 9) mostraron la mejor respuesta en comparación con la presentada por los raros (r^2 = 20.1%) (Fig. 10). En la figura 8 se observa que a medida que aumenta el número de taxones muy abundantes y se incrementa la eutrofización, la pendiente tiende a aumentar. Se advierte también que los tratamientos sin Nitrógeno se localizan a la izquierda de la figura, justamente donde en la figura 3 la pendiente es menor; en la misma figura los tratamientos con las concentraciones mayores de N y P se sitúan donde la pendiente es mayor, esto es, más alejada de cero. En el caso de los taxones abundantes y raros (Figs. 9 y 10), el comportamiento fue inverso, es decir, su número decrece en la medida en que la pendiente disminuye y hacia donde se aumenta la eutrofización.

DISCUSION

La palabra *limitación* ha sido usada para explicar el control de la dinámica del crecimiento del fitoplancton, la pobreza de la biomasa del plancton y la escasez de los nutrientes. Pero, al igual que *nicho*, la palabra *factor limitante*′ es usada en una variedad de formas con varios grados de sinonimia con términos relacionados como *factor controlador*, *factor regulador* y *factor denso-dependiente* (Arthur 1987). El mismo autor propone definir *factor limitante* como cualquier factor denso-dependiente que sea efectivo para hacer que la población retorne hacia un estado estable después que una perturbación la ha alejado de él, siendo por tanto el *factor limitante* una sub-serie de los f*actores dependientes de la densidad y* los términos *factor regulador* y *factor controlador* sinónimos de *factor limitante*.

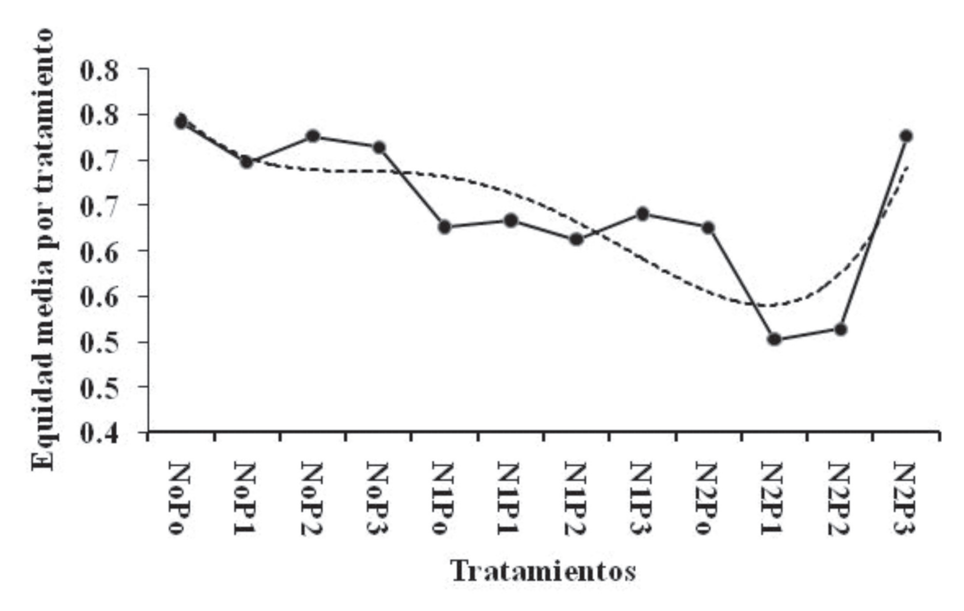


Figura 1. Efecto del enriquecimiento con Nitrógeno y Fósforo en la respuesta general de la equidad media del ensamblaje fitoplanctónico en el embalse La Fe. La línea punteada simboliza la tendencia ajustada con un polinomio de cuarto orden.

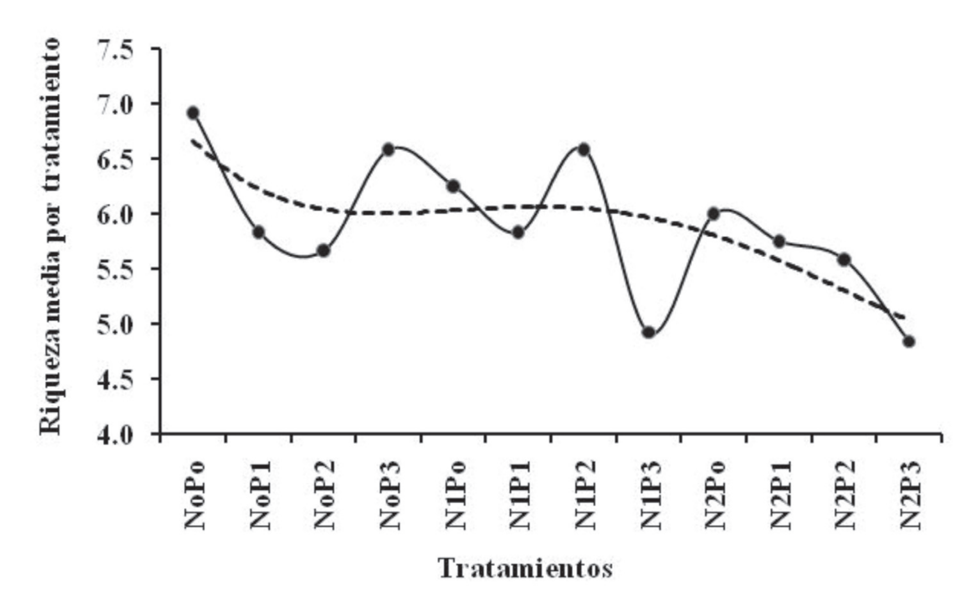


Figura 2. Efecto del enriquecimiento con Nitrógeno y Fósforo en la respuesta general de la media de la riqueza de taxones del ensamblaje fitoplanctónico en el embalse La Fe. Las líneas punteadas simbolizan la tendencia ajustada con un polinomio de cuarto orden.

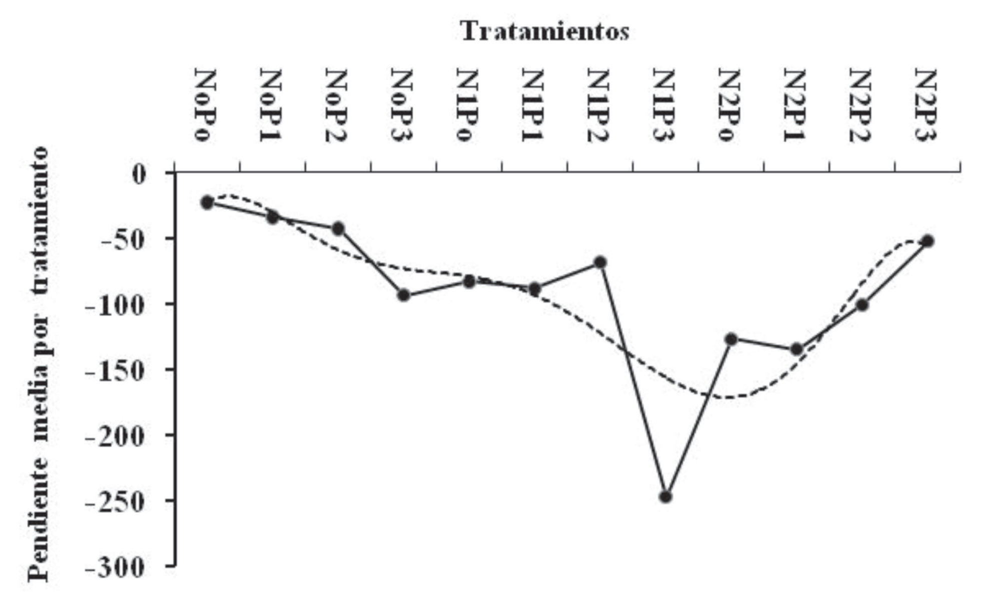


Figura 3. Respuesta general de las pendientes medias para cada tratamiento de las curvas de rango– abundancia en cada tratamiento en el embalse La Fe. La línea punteada constituye el ajuste con un polinomio de sexto grado.

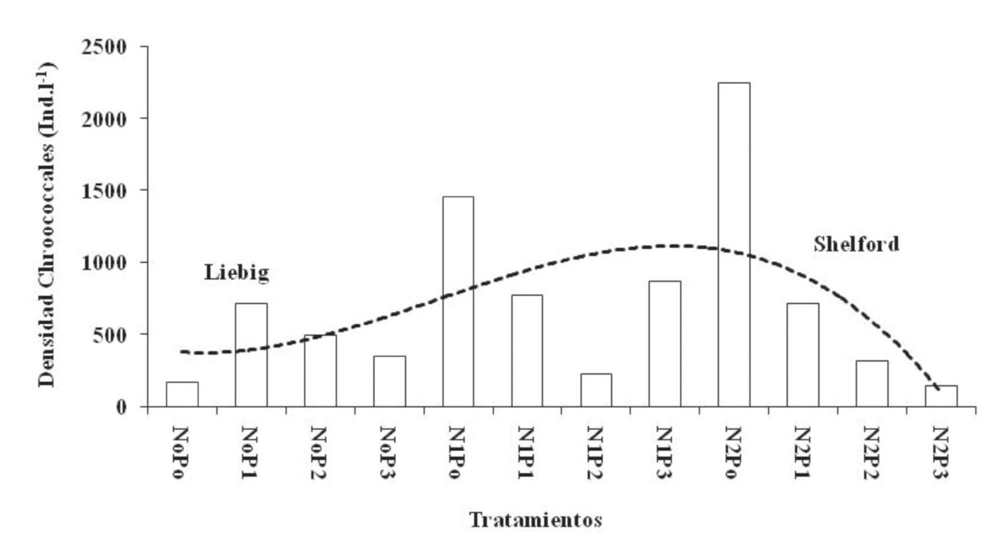


Figura 4. Variación de la densidad del ensamble de las Chlorococcales en función del enriquecimiento con Nitrógeno y Fósforo en el embalse La Fe. La línea punteada representa el tipo de tendencia ajustada según un polinomio de tercer orden.

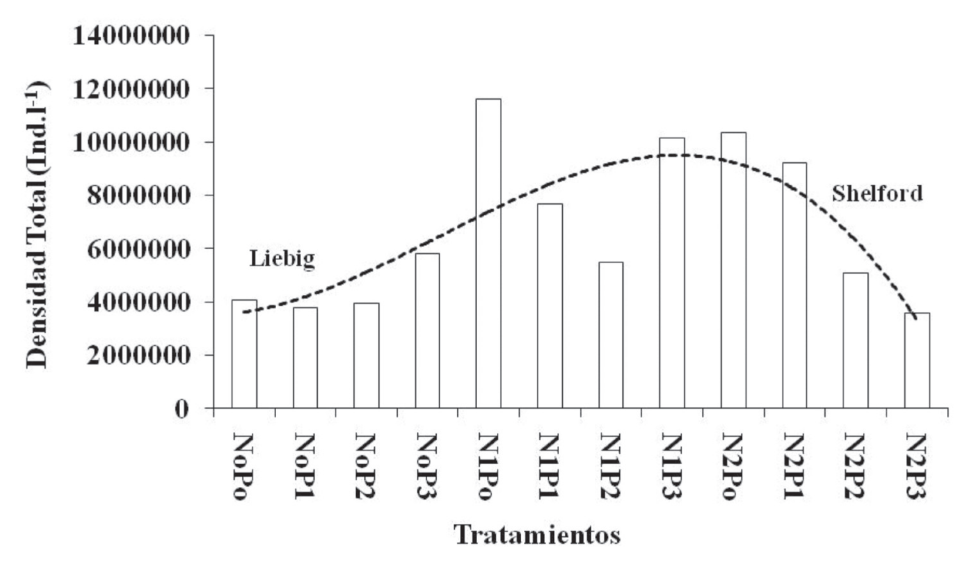


Figura 5. Respuesta de la densidad total de las Chroococcales al enriquecimiento con Nitrógeno y Fósforo en el embalse La Fe. La línea punteada muestra la tendencia de la respuesta ajustada con un polinomio de tercer orden.

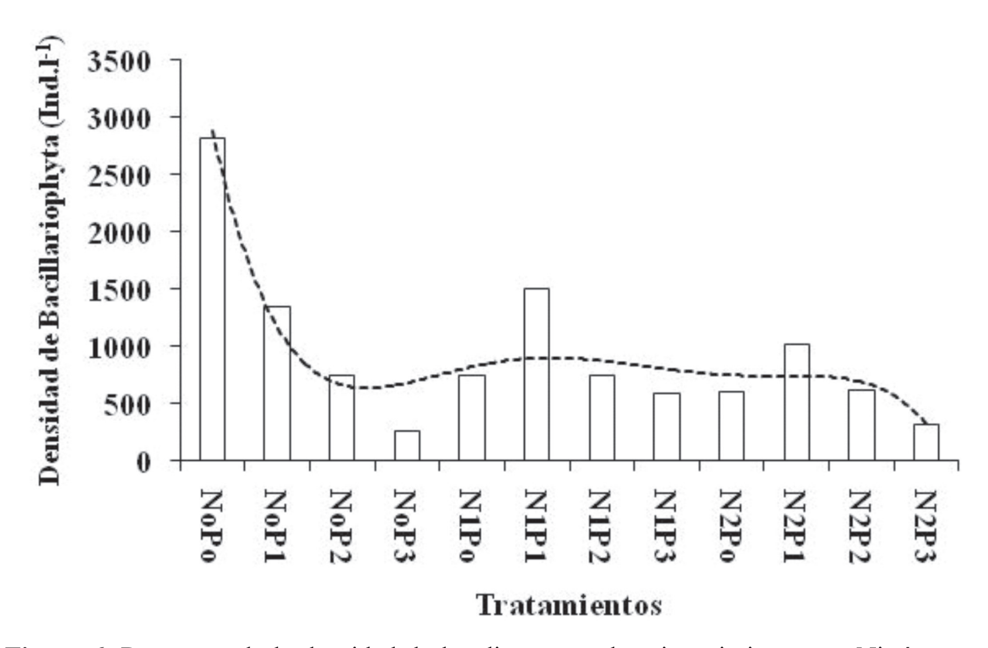


Figura 6. Respuesta de la densidad de las diatomeas al enriquecimiento con Nitrógeno y Fósforo en el embalse La Fe. La línea punteada muestra la tendencia de la respuesta ajustada con un polinomio de quinto orden.

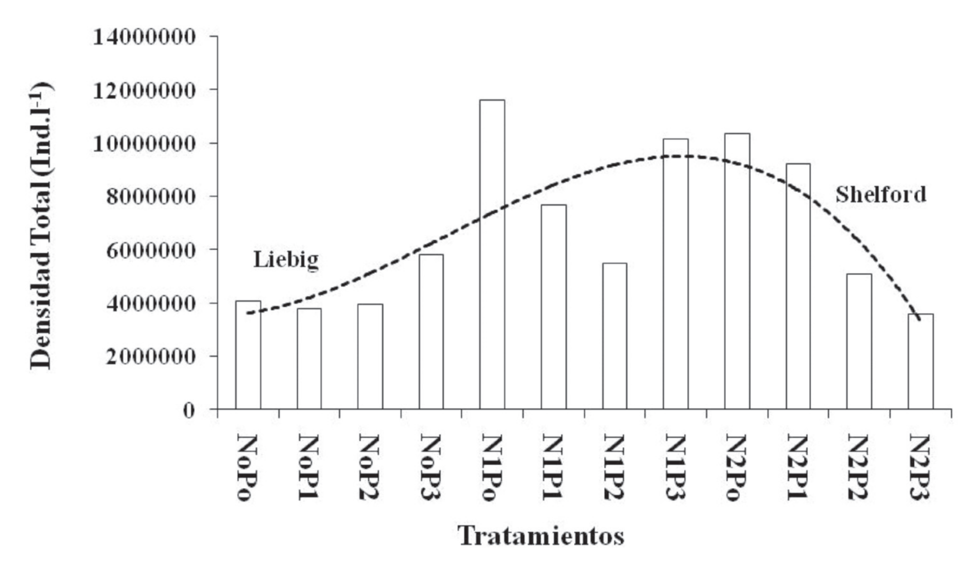


Figura 7. Comportamiento de la densidad total en función del enriquecimiento Nitrógeno y Fósforo en el embalse La Fe. La línea punteada representa el ajuste general dado por un polinomio de tercer orden.

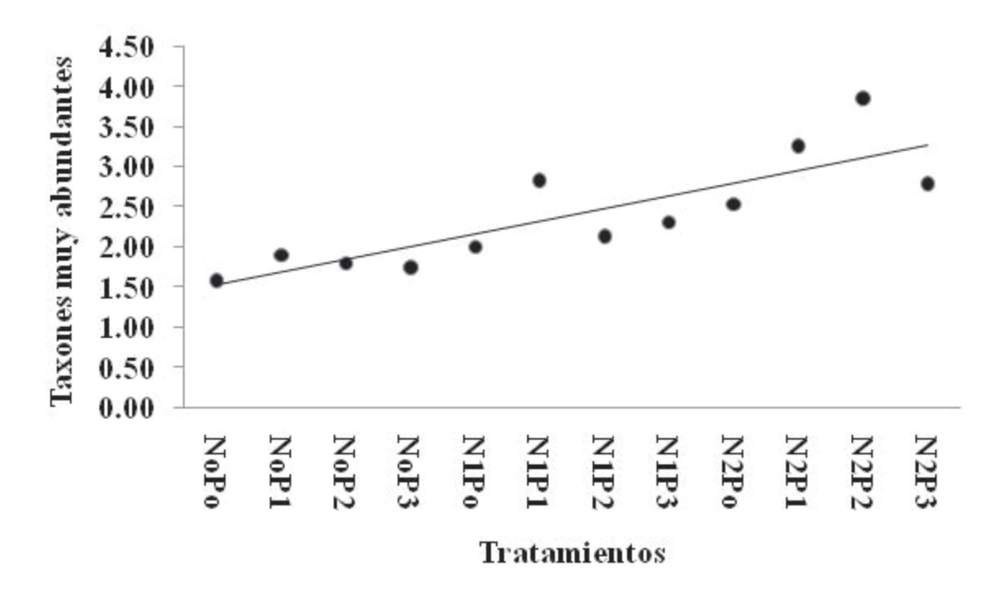


Figura 8. Tasa de cambio de la pendiente media de las curvas de rango–abundancia para los taxones muy abundantes en el embalse La Fe.

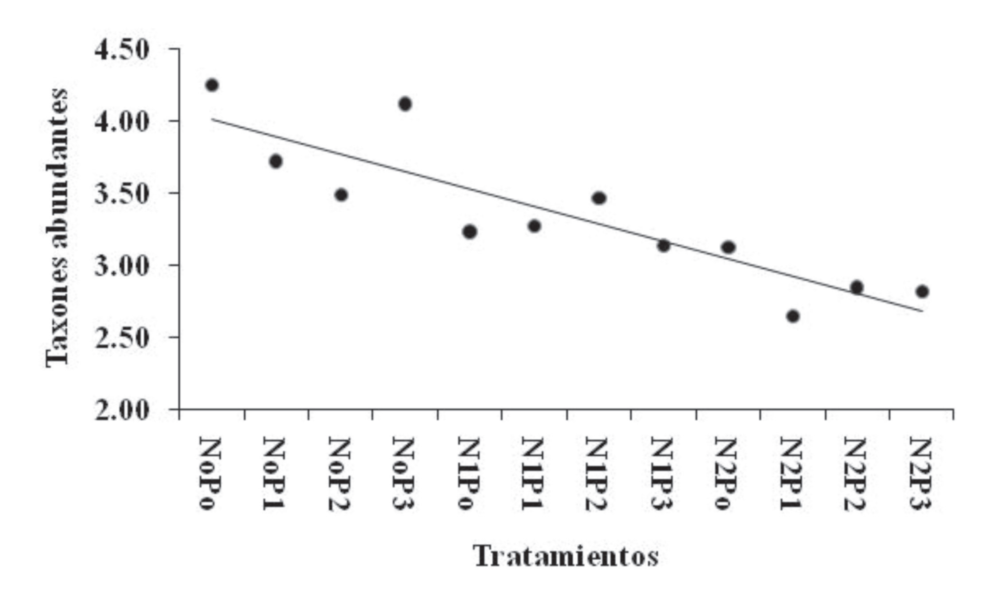


Figura 9. Tasa de cambio de la pendiente media de las curvas de rango–abundancia para los taxones abundantes en el embalse La Fe.

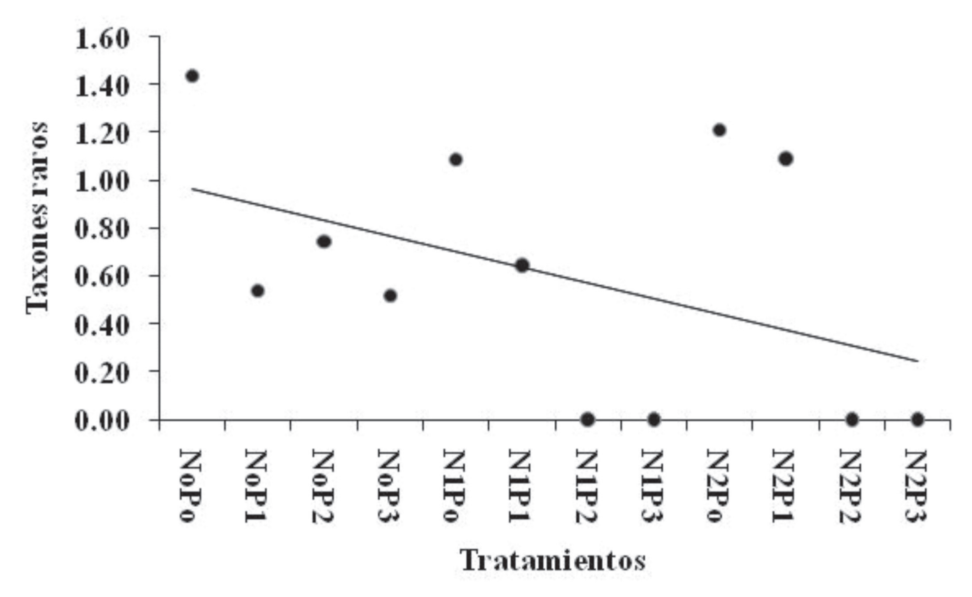


Figura 10. Tasa de cambio de la pendiente media de las curvas de rango–abundancia para los taxones raros en el embalse La Fe.

Se acepta que todos los ambientes no tóxicos tienen una capacidad limitada de soporte que se basa generalmente en la noción de que los recursos disponibles son agotados en el ensamblaje de biomasa a cuotas casi fijas en condiciones ideales, hasta un máximo de biomasa (Reynolds 2006). Por ello, el hecho de competir y compartir un factor limitante llegan a ser la misma cosa y si las especies no comparten el factor limitante, la razón para su coexistencia o la ausencia de ella no puede ser vista en el ámbito de los mecanismos de estabilización (Arthur 1987).

Los cambios en la equidad y tendientes a la disminución en la medida que se incrementaba el enriquecimiento hasta llegar al tratamiento N_2P_1, coinciden –como se mencionó en los resultados– con los de la pendiente media de las curvas de rango-abundancia. La mayor equidad presente en los primeros tratamientos implica que las pendientes de dichas curvas fueron menores, es decir que las diferencias en la densidad de los taxones presentes en la comunidad en ese momento no era contrastante, esto es, que la respuesta de los mismos frente al enriquecimiento no era apreciable. La posterior disminución de la equidad indica incrementos de dominancia para algunos taxones (los muy abundantes, Fig. 8) y disminución para otros (los abundantes y raros, Figs. 9 y 10) con la eutrofización.

La variabilidad no significativa de la riqueza puede explicarse porque las condiciones del experimento facilitan la presencia constante de especies abundantes y raras en la muestra lo que impediría que la riqueza presente periodos contrastantes, aunque levemente decrecientes con el enriquecimiento (Fig. 2).

Lo preliminar significa que a medida que la tasa de cambio de la curva rango–abundancia se hace mayor –es decir, se hace más negativa e inclinada por estar más alejada de cero– se incrementa el número de taxones muy abundantes (Fig. 8), lo que corresponde a una disminución en la equidad (Fig. 2), la riqueza (Fig. 3) y a un aumento en la eutrofización, y disminuyen los taxones raros y abundantes (Figs. 9 y 10) y se incrementan la equidad y la riqueza (Figs. 2 y 3) a medida que decrece el enriquecimiento. Este proceso se da hasta el tratamiento (N_2P_0), cuando el enriquecimiento, aparentemente excesivo, comienza a perjudicar la respuesta de la densidad y empieza a operar el principio de tolerancia de Shelford y el enriquecimiento se torna excesivo, como puede apreciarse en las figuras 4, 5 y 7.

Fundamentados en lo precedente, en las figuras mencionadas la ausencia de Nitrógeno, equivalente en este experimento a su limitación, ocasiona respuestas que se manifiestan como cambios coherentes del ensamblaje fitoplanctónico frente a la eutrofización artificial –mostrados por la equidad y la riqueza y las pendientes de las curvas de rango-abundancia– constituyéndose en una primera evidencia de que en la presa del embalse estudiado el fitoplancton está limitado por Nitrógeno, como se determinó en el trabajo de Ramírez, Vargas & Gutiérrez (2005) a partir de un número de muestreos mucho menor. Además, desde el punto de vista de los mecanismos que favorecen la renovación de nutrientes, principalmente la mezcla profunda, el sistema no presenta una variabilidad sustancial en el tiempo, lo cual ya fue demostrado por el trabajo de Córdoba (inéd.) referido a la poca variabilidad de la estratificación en la presa de este cuerpo de agua.

Otra de las características importantes a considerar en este punto es que la adición de Nitrógeno y Fósforo tiene un efecto mayor sobre los diferentes ensambles organísmicos cuando son suministrados conjuntamente que cuando se adicionan por separado, al igual que sucedió en el trabajo realizado por González & Ortaz (1998). Lo anterior es un indicio claro de que la bolsa patrón que incluía el agua de la represa sin ninguna adición de

nutriente (N_0P_0) contenía como limitante un factor diferente al Fósforo y que en este primer tratamiento el fitoplancton no respondió de la forma esperada porque no había Nitrógeno, lo que conforma una nueva demostración de que efectivamente en la superficie del agua de la zona de trabajo, el ensamblaje de fitoplancton está limitado por Nitrógeno. Estas respuestas concuerdan plenamente con lo expresado en la ley del mínimo (Odum 1973) ya que, al no adicionar Nitrógeno, la respuesta del ensamblaje fitoplanctónico fue mínima en relación a la presencia de éste o a la combinación de ambos. En el embalse La Mariposa en Venezuela, González & Ortaz (1998) encontraron, al igual que en esta investigación, que la biomasa del fitoplancton respondió en mayor escala a los tratamientos con Nitrógeno que a los tratamientos con Fósforo.

El comportamiento de las Chlorococcales, y en menor grado de las Chroococcales presentes en el microcosmos al agregar una mínima cantidad de Nitrógeno, fue consistente en comparación a la agregación de Fósforo (Figs. 4 y 5). Igual conducta presentó el ensamblaje fitoplanctónico, en especial los taxones muy abundantes del mismo, que predominaron a medida que se incrementaba el enriquecimiento, mientras disminuían los abundantes y raros (Figs. 8 a 10). Vale pena anotar que los taxones muy abundantes siempre fueron inferiores en número a los abundantes. Esto muestra la sensibilidad de las diferentes porciones de la curva rango-abundancia a los cambios ambientales (incremento de la eutrofización en este caso). Lo expresado coindice con lo expuesto por Magurran (2008) acerca de la necesidad de proveer información detallada de todas las especies en un ensamblaje, pues la proporción de especies cambiará de acuerdo con la intensidad del muestreo y la escala de la investigación en concordancia con las variaciones de equidad del ensamblaje (como efectivamente ocurrió en la presente investigación).

Las Chlorococales, al igual que las Chroococcales son reconocidas indicadoras de eutrofización (Rojo & Álvarez-Cobelas 1991, Álvarez-Cobelas & Jacobsen 1992, Reynolds 1984, 1997, 2006, entre otros). Por ello, Reynolds (1997, 2006), Reynolds *et al.* (2002) y Kruk *et al.* (2002) colocan a las primeras en los grupos funcionales **J y X1,** y en los **K** y **M** a las Chroococcales; todas estas asociaciones son correspondientes a lagos eutrofizados. Sin embargo llama la atención la ausencia de cianobacterias del grupo **H** en los limnocorrales, pues son características de ambientes limitados por Nitrógeno (Reynolds, 1997, 2006). Según Reynolds (1997, 2006), la habilidad para fijar Nitrógeno provee una ventaja real únicamente en aquellos sistemas donde el Nitrógeno inorgánico disuelto es 'verdaderamente limitante' y donde las fuentes de energía, Fósforo, Hierro, Molibdeno y Vanadio son simultáneamente suficientes para soportar la fijación exitosa de N_2; de tal manera que no es sólo la baja disponibilidad de Nitrógeno inorgánico disuelto lo que garantiza la presencia de cianobacterias fijadoras. Estas condiciones son difíciles de garantizar en el interior de las bolsas. Además, según (Blomqvist *et al*. 1994) las cianobacterias no fijadoras de N proliferan cuando la fuente de nitrógeno está en forma de cloruro de amonio, la cual no fue empleada en este trabajo.

Generalmente las Cyanobacteria son mejores competidoras por el Nitrógeno, pero pobres competidoras por el Fósforo cuando se les compara con otras especies del fitoplancton, predominando en situaciones en las que la proporción N: P es menor que 9. A pesar de ello, la proporción N: P por sí sola no es suficiente para explicar la ausencia o la presencia de las diversas especies en los lagos (Reynolds 1997, 2006). Para Sommer (1990) las tasas de suministro de N y de P y la capacidad de incorporación de las algas más que la concentración de estos elementos, son las limitantes de su crecimiento. Nótese que en los tratamientos N_0P_1, N_0P_2, N_0P_3,

N_1P_3 con proporciones N: P de 0:10, 0:50, 0:100 y en los que claramente el Nitrógeno es limitante, las Chroococcales no presentaron la mayor densidad. Además, a medida que se incorporaba más N y/o P, su densidad decayó ostensiblemente, excepto en los tratamientos N_1P_0 (500:0) y N_2P_0 (1000:0); sin embargo, en estos las proporciones N: P son muy superiores a las reportadas como limitantes para las Cyanobacteria, luego el incremento de densidad en estos tratamientos no constituye una prueba clara de limitación por Nitrógeno.

La forma en que una especie compite con otra por los nutrientes disponibles depende de factores como el consumo de nutrientes y la velocidad de asimilación; esta es la base del concepto de "competición por el nutriente" en las poblaciones de algas. Las algas con tamaños menores tienen mayores tasas de asimilación de nutrientes que las de tamaño mas grande, por esto Tilman, Kilham & Kilham (1982) y Reynolds (1997) han sugerido incluso que no se debería hablar de lagos "limitados en Fósforo" o "limitados en Nitrógeno". Más bien debería reconocerse que las "algas individualmente –no los lagos– están limitadas por un nutriente en particular" y que, como expresa Reynolds (2006) es la disponibilidad de nutrientes, no la razón entre uno y otro (N/P, por ejemplo) lo que es crucial, pues las razones son consecuencia de la incorporación, no su causa.

La colonización de las Chlorococcales y Chroococcales ocurre a una mayor velocidad debido al menor tamaño de sus miembros y a su amplio espectro de adaptabilidad a las condiciones extremas del clima, siendo muchas de ellas estrategas tipo r (Sandgren 1988, Paerl 1988). Ambos órdenes son uno de los grupos que mejor responden a los estímulos positivos de las condiciones ambientales, por lo que –al igual que otros fitopláncteres– cuando las condiciones del medio les son favorables una de sus estrategias es la de aprovechar los períodos cortos de luz y de disponibilidad de nutrientes para tener períodos igualmente cortos de crecimiento, lo que les posibilita competir exitosamente en un momento determinado (estrategia r) ; sin embargo, esto les trae una desventaja: en los períodos de oscuridad son poco competentes ante otros grupos algales como las diatomeas (Reynolds 1997).

No empero, las diatomeas no fueron el grupo dominante en esta investigación debido quizás a que el aislamiento al que están sometidos los microcosmos respecto al lago en sí mismo 'altera' el ambiente y suprime factores importantes como la mezcla (los microcosmos son estáticos en su interior), el clima óptico (dependiente del índice de refracción del plástico usado), la temperatura, el pH, y la posibilidad de migración de los organismos para evitar la competencia y la depredación, entre otros. La "ausencia" de estas condiciones explicaría por qué se encontraron más diatomeas en el agua del embalse (N_0P_0) que en los tratamientos enriquecidos. Arias & Ramírez (2007) hallaron una alta abundancia de diatomeas en el fondo del embalse. Como se ha establecido (Reynolds 1997, 2006, Sommer 1988) las diatomeas, debido al peso de sus frústulos, requieren de un subisidio exosomático para estar presentes en las zonas superiores de un cuerpo de agua: este subsidio es la mezcla, la cual no es un factor importante en el interior de los microcosmos. Por ello, en el agua del embalse, donde si hay mezcla que las resuspenda, se halla un inóculo de estos organismos, que no prosperó como se esperaba con el enriquecimiento, permaneciendo sólo aquellos géneros "adaptados" a condiciones subóptimas. Según Margalef (1983), la alta proporción N:P ayudaría a explicar la dominancia de las diatomeas, pero en los cuatro primeros tratamientos en los que la proporción de P es muy superior a la de N, no se presentó dicho preeminencia.

Diferentes autores afirman que la biomasa del fitoplancton en un cuerpo de agua es proporcional a su carga de nutrientes, es decir que la masa fitoplanctónica aumentará a medida que la disponibilidad de nutrientes lo haga y empiece a aumentar la eutrofización. Hasta este punto regirá la Ley de von Liebig hasta un punto entre N_2P_0 y N_1P_3 cuando la densidad comienza a decaer por el enriquecimiento excesivo; a partir de allí se manifiesta "La Ley de la Tolerancia de Shelford" (Odum 1973).

Puede entonces decirse que la identidad del factor con capacidad limitante es revelada por la magnitud de la respuesta a su aumento. Por ello, Gibson (1971) dedujo que una substancia no tiene capacidad limitante si un incremento de la misma no aumenta la biomasa que puede ser soportada. Como se ha insistido, este comportamiento fue evidente para las Chlorococcales y para el fitoplancton total mas no para las Chroococcales y las diatomeas.

En consecuencia, la existencia y prosperidad de un organismo dependen del carácter completo de un conjunto de condiciones (nutrientes, luz, temperatura, pH, alcalinidad, entre muchos otros) que las bolsas no proveen. La ausencia o el desmedro de un organismo podrá deberse a la deficiencia o al exceso cualitativo o cuantitativo con respecto a uno cualquiera de diversos factores que se acercarán talvez a los límites de tolerancia del organismo en cuestión. Por eso, algunos organismos frente a concentraciones altas de un nutriente desaparecen y surgen otros más aptos para las nuevas condiciones, lo que demuestra que otros factores, además de los nutrientes, pueden controlar, de forma importante, la densidad de algas de un lago (Sandgren 1988, Reynolds 1984, 1997, 2006) y los diferentes tipos de taxones presentes en el ensamblaje.

Esto se evidencia en lo que Ryden (1992) denominó "meseta" de la curva de crecimiento del fitoplancton que representa la repuesta de las algas a los nutrientes, la cual generalmente aumenta de manera lineal con el aumento de las concentraciones de nutrientes hasta un punto asintótico, a partir del cual los valores del fitoplancton son relativamente constantes, no observándose un aumento en el crecimiento ni en la biomasa de las algas, independientemente del incremento de los nutrientes. Todo indica que este punto en esta investigación es la concentración N_2P_0.

Se espera que a tasas estables pero bajas de suplemento exista alguna proporcionalidad entre las tasas de crecimiento y la concentración del recurso. Sin embargo, cuando la tasa de oferta de nutrientes supera a la implementación de los mismos, y se incrementa el almacenamiento interno, la tasa de incorporación de un nutriente en particular decae, aunque haya una alta concentración externa. Puede entonces decirse que entre mayor sea la cuota celular de un nutriente en particular, menor será la tasa efectiva de incorporación del mismo quedando así disponible. Esta conclusión resalta, que las diferencias interespecíficas de las algas para incorporar un recurso de baja disponibilidad influencian la estructura de los ensamblajes y menguan la competencia por dicho nutriente. De esta manera, la célula puede acumular un nutriente escaso (por ejemplo el Fósforo) siempre y cuando la absorción de otro (Nitrógeno, por ejemplo) esté controlando (limitando) la tasa de implementación de ambos en la estructura de nuevo material celular. Pero si se incrementa el suplemento de Nitrógeno sin alterar la disponibilidad de Fósforo, muy rápidamente el Nitrógeno se convertirá en limitante, siempre y cuando la cuota celular mínima de Fósforo haya disminuido. De esta forma, el uso de las razones de nutrientes para referir la identidad del nutriente limitante queda cuestionado, pues ignora la importancia de la cuota celular (Reynolds 2006).

Existen también otros elementos limitantes diferentes al N y P, por ejemplo el Carbono, pero para que esto suceda deben existir una serie de características muy especiales, las cuales se dan cuando el Fósforo y el Nitrógeno se encuentran en concentraciones altas y muy altas, la disponibilidad de luz es menor, la temperatura es alta y el transporte de CO_2 desde la atmosfera hasta la columna de agua es bajo. Aunque esto puede darse en estanques con elevadas cantidades de abonos y aguas residuales, normalmente no ocurre en lagos y embalses bajo condiciones naturales (Ryden 1992).

Como fue establecido en los resultados, la fertilización ocasionó que grupos como Cryptophyta, Dinophyta, Desmidiales y Zygnematales (que no son eufitoplanctónicas) presentaran muy poca densidad y que las Euglenophyta nunca estuvieran presentes. A continuación se discuten las posibles causas.

Para Klaveness (1988) las Cryptophyta raramente desarrollan *blooms*. No obstante, Ilmavirta (1980, 1983) reporta que los organismos de este grupo incrementan su dominancia con el aumento del color pero no con el incremento de la concentración de nutrientes, lo cual era el objetivo de este trabajo.

Por su parte, los dinoflagelados prefieren aguas duras con altas concentraciones de Calcio (Pollingher 1988), la cual es una condición que en el interior de las bolsas experimentales no ocurre debido a que no se suministró ninguna fuente de Calcio al agua. Además, el agua del embalse La Fe se caracteriza por sus bajos valores de alcalinidad, conductividad y dureza. El mismo Pollingher (1988) informa que los dinoflagelados prefieren aguas bien oxigenadas y se caracterizan por evitar las eutróficas y anóxicas. Aunque en el embalse, se presentan normalmente *blooms* de *Ceratium* sp., posiblemente los inóculos suministrados en el agua del embalse sin enriquecer, no encuentran en los limnocorrales usados las condiciones ideales exigidas por este grupo para aumentar.

Las desmidiaceas generalmente habitan aguas alcalinas y pueden ser transportadas desde el bentos o el metafiton hacia el agua abierta para desarrollarse como eufitoplancton, lo que sugiere que estas poblaciones se derivan a partir de los sobrevivientes de poblaciones que crecen en nichos metafíticos y bénticos (Happeywood 1988). En las bolsas usadas para este experimento la presencia de estos inóculos está ampliamente limitada y los presentes inicialmente en el agua del lago sin enriquecer seguramente sucumben o disminuyen ostensiblemente su densidad ante los cambios de pH que ocurren en el interior de las bolsas; por ello, sólo fueron hallados en el décimo muestreo y únicamente en dos de las bolsas incubadas.

Generalmente, las Euglenophyta son consideradas buenas indicadoras de la concentración de materia orgánica y, por ende, de las diferentes formas del carbono orgánico presente en un cuerpo de agua (Sladeček & Perman 1978, Wetzel 2000, Reynolds et al. 2002). Sin embargo, recientemente, Conforti et al. (2005) en muestreos realizados mensualmente en el parque Nacional Las Tablas de Daimiel, un humedal hipereutrófico en la llanura manchega de España. Los autores, basados en los resultados hallados, consideran que si las Euglenophyta tienen algún valor indicador lo tienen fuera de los sistemas hipereutróficos, pues en los mismos la contaminación ya no puede seguir incrementándose y ellas fluctúan aleatoriamente y no en relación con las concentraciones de C orgánico total, disuelto y particulado ni con ninguno de los nutrientes normalmente registrados en los estudios limnológicos. En el interior de las bolsas, posiblemente la materia orgánica presente estaría restringida a los procesos de reciclaje del material por la muerte de las algas en el interior de las mismas. Quizá en la competencia desarrollada con el bacterio-

plancton presente, las Euglenophyta no fueron favorecidas y por eso no se hallaron en ninguno de los muestreos.

CONCLUSIONES

El enriquecimiento artificial con Nitrógeno y Fósforo en diferentes concentraciones produjo un incremento diferencial de diferentes ensambles fitoplanctónicos, siendo más evidente en las Chlorococcales, seguidas de las Chroococcales, y menos en las diatomeas. Conforme a lo postulado en la hipótesis, durante el periodo estudiado el nutriente limitante fue el Nitrógeno. En los tratamientos sin Nitrógeno, la equidad del ensamblaje fitoplanctónico presente fue mayor, al igual que su riqueza y esta condición disminuyó a medida que se incrementó el enriquecimiento hasta un punto entre N_2P_0 y N_1P_3.

Con base en los resultados obtenidos, puede preverse que si en el embalse La Fe se iniciara un proceso de eutrofización en la fecha en la que comenzó esta investigación, las consecuencias serían: 1) el aumento de la biomasa y la densidad algal, 2) la desaparición de las Euglenophyta, y la disminución ostensible de las Cryptophyta, las Dinophyta, las Desmidiales y las Zygnematales; 3) una dominancia alternada entre Chlorophyta, Cyanobacteria y Bacillariophyta; 4) la aparición esporádica de cianobacterias filamentosas heterocitadas; 5) la disminución de las diatomeas, especialmente a altas concentraciones de Nitrógeno, pero incrementos de las mismas en los periodos de profundización de la capa mezclada y 6) con el aumento en la eutrofización se incrementará también el número de taxones muy abundantes y disminuirán los abundantes y raros. Además, debido a que el embalse tiene un tiempo de residencia relativamente alto (20 días aproximadamente) la carga de materia orgánica (biomasa) autóctona alcanzará a precipitarse y su descomposición en el fondo acrecentará la anoxia a esa profundidad; por tanto, el costo de la potabilización del agua del embalse extraída de esa profundidad será muy oneroso. No sobra recordar que la anoxia incrementa la posibilidad de limitación por Nitrógeno.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la Universidad de Antioquia, a Darlin Tobón de las Empresas Públicas de Medellín por las facilidades para el ingreso y el uso de las instalaciones; y a los motoristas de la represa quienes siempre estuvieron y están prestos a colaborar desinteresadamente.

LITERATURA CITADA

Álvarez-Cobelas, M. & B.A. Jacobsen. 1992. Hypertrophic phytoplankton: an overview. Freshwater Forum 2: 184 – 199.

Arias, J.C. & J.J. Ramírez. 2007. Caracterización preliminar de los sedimentos en un embalse tropical: represa La Fe (el Retiro, Antioquia, Colombia). Limnetica 28: 65-78.

Arthur, W. 1987. *The niche in competition and evolution*. John Wiley & Sons, Nueva York.

Blomqvist, D.O., A. Pettersson & F. Hyenstrand. 1994. Ammonium-nitrogen: a key regulatory factor causing dominance of non-nitrogen-fixing Cyanobacteria in aquatic systems. Archiv für Hydrobiologie 132: 141-164.

Cao, Y., D. Dudley Williams & N.E. Williams. 1998. How important are rare species in aquatic community ecology and bioassessment? Limnology and Oceanography 43: 1403-1409.

González, E. & M. Ortaz. 1998. Efectos del enriquecimiento con N y P sobre la comunidad del fitoplancton en microcosmos de un embalse tropical (La Mariposa, Venezuela). Revista de Biología Tropical 46: 27-34.

Henry, R. & J.G. Tundisi. 1983. Responses of the phytoplankton community of a tropical reservoir (Sao Paulo, Brazil) to the enrichment with nitrates, phosphate and EDTA. Internationale Revue der Gesantem Hydrobiologie 68: 853-862.

Henry, R. & J.G. Tundisi. 1982. Efeitos de enriquecimento artifical por nitrato e fosfato no crescimento da comunidade fitoplanctónica da represa de Lobo (Broa, Brotas-Itirapina, SP.). Ciência e Cultura 4: 518-524.

Henry, R. 1990. ¿Amônia ou fosfato como agente estimulador do crescimento do fitoplâncton na represa de Jurumirim (Rio Paranapanema, SP). Revista Brasileira de Biologia 50: 883-892.

Henry, R. & C.A. Simão. 1988. Aspectos sazonais da limitação potencial por N, P e Fe no fitoplâncton da represa de Barra Bonita (Rio Tietê, SP). Revista Brasileira de Biología 48: 1-14.

Henry, R., M.S.R. Ibañez, J.G. Tundisi & M.C. Calijuri. 1987. Addition of phosphate and ammonia and its effects on the surface phypoplankton in two lakes of Rio Doce Valley Park en: S. Saijo (ed.). *Limnological Studies in Rio Doce Valley lakes and pantanal wetland, Brazil (2and report)*. Water Research Institute, Nagoya University.

Hernani, A. & J.J. Ramírez 2002. Aspectos morfométricos y teóricos de un embalse tropical de alta montaña: represa La Fe, El Retiro, Colombia. Revista de la Academia de Ciencias Exactas Físicas y Naturales 26: 511-518.

Ibáñez, M.S.R. 1988. Response to artificial enrichment with ammonia and phosphate of phytoplankton from lake Paranoá (Brasilia, DF). Revista Brasileira de Biología 48: 453-457.

Ilmavirta, V. 1980. Phytoplankton in 35 Finnish brown-water lakes of different eutrophic status. Developments in Hydrobiology 3: 121-130. Cap. 3. pág. 127 en: C. D. Sandgren (ed.). 1988. *Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton.* Cambridge University Press, Cambridge.

Ilmavirta, V. 1983. The role of flagellated phytoplankton in chains of small brown-water lakes in southern finland. Annals Botanica Fennici 20: 187-195. Cap. 3. pág. 127 en: C. D. Sandgren (ed.). 1988. *Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton.* Cambridge University Press, Cambridge.

Klaveness, D. 1988. Ecology of Cryptomonadida: a first review. Cap. 3. págs. 105-133 en: C. D. Sandgren (ed.). *Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton.* Cambridge University Press, Cambridge.

Kruk, C., N. Mazzeo, G. Lacerot & C.S. Reynolds. 2002. Classification schemes for phytoplankton: a local validation of a functional approach to the analysis of species temporal replacement. Journal of Plankton Research 24: 901-912.

Lewis Jr, W. 2000. Basis for the protection and management of tropical lakes. Lakes & Reservoir Research and Management 5: 35-48.

Lewis Jr, W. 2002. Causes for the high frequency of Nitrogen limitation in tropical lakes. Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie 28: 210-213.

Magurran, A.E. 2007. Species abundance distribution over time. Ecology Letters 10: 347-354.

Magurran, A.E. 2008. *Measuring ecological diversity*. Blackwell Publishing, Oxford.

Odum, E.P. 1973, *Ecología.* 3a edición. Ed. Interamericana, México.

Paerl, H.W. 1988. Growth and reproductive strategies of freshwater blue green algae (Cyanobacteria). Cap. 7. págs. 261-315 en: C. D. Sandgren (ed.). *Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton.* Cambridge University Press, Cambridge.

POLLINHER, U. 1988. Freshwater armored dinoflagellates: growth, reproduction strategies, and population dynamics. Cap. 4. págs. 134-174 en: C. D. Sandgren (ed.). *Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton.* Cambridge University Press, Cambridge.

RAMÍREZ, J.J., F.L. GUTIÉRREZ & A. VARGAS. 2005. Respuesta de la comunidad fitoplanctónica a experimentos de eutrofización artificial realizados en la represa La Fe, El Retiro, Antioquia, Colombia. Caldasia 27:103-115.

REYNOLDS, C.S. 1984. *The Ecology of freshwater phytoplankton.* Cambridge University, Cambridge.

REYNOLDS, C.S. 1997. *Vegetation processes in the pelagic: a model for ecosystem theory.* Ecology Institute. Oldendorf/Luhe, 371 pp.

REYNOLDS, C.S. 2006. *The Ecology of phytoplankton.* Cambridge University, Cambridge.

REYNOLDS, C.S., V. HUSZAR, C. KRUK, L. NASELLI-FLORES & D. SERGIO MELO. 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. Journal of Plankton Research 24: 417-428.

ROJO, C. & M. ÁLVAREZ-COBELAS. 1991. Phytoplankton assemblages of a hypertrophic, gravel-pit lake. Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewante Limnologie 24: 1550 – 1555.

ROJO, C. & M. ÁLVAREZ-COBELAS. 1995. Ecology of phytoplankton in a hypertrophic, gravel-pit lake. IV Chlorophyceae, Chlorococcales. Algological Studies 77: 7-35.

SANDGREN, C.D. (ed.). 1988. *Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton.* Cambridge University Press, Cambridge.

SIERRA, O. & J.J. RAMÍREZ. 2000. Variación espacio-temporal de biopelículas en la represa La Fe, El Retiro, Antioquia (Colombia). Actualidades Biológicas 22: 153-168.

SOMMER, U. 1990. Phytoplankton succession in microcosm experiment under simultaneous grazing presence and resource limitation. Limnology and Oceanography 33: 1037-1054.

TILMAN, D., S.S. KILHAM & P. KILHAM. 1982. Phytoplankton community ecology: the role of limiting nutrients. Annual Review of Ecology and Systematics 13: 349-372.

VARGAS, A. & J.J. RAMÍREZ. 2002. Variación espacio-temporal de las tasas de sedimentación del material sestónico en un embalse tropical de alta montaña: represa La Fe, El Retiro, Antioquia, Colombia. Actualidades Biológicas 24: 73-80.

VARGAS, A. & J.J. RAMÍREZ,. 2002. Variación espacio - temporal de las tasas de sedimentación del material sestónico en un embalse tropical de alta montaña: Represa La Fe, El Retiro, Antioquia, Colombia. Actual. Biol. 77: 163-170 .

VINCENT, W.F., W.A. WURTSBAUGH, C.L. VINCENT & P.J. RICHERSON. 1984. Seasonal dynamic of nutrient limitation in a tropical high-latitude lake (Lake Titicaca, Perú-Bolivia): application of physiological bioassays. Limnology and Oceanography 29: 540-552.

WURTSBAUGH W.A., W.F. VINCENT, C.L. VINCENT, H.J. CARNEY, P.J. RICHERSON, X. LAZZARO & R. ALFARO-TAPIA. 1991. Nutrientes y su limitación del crecimiento fitoplanctónico. Cap. 7. págs. 161-175 en: C. Dejoux. & A. Iltis. 1991 (eds.). *El Lago Titicaca. Síntesis del conocimiento limnológico actual*. Orstom e Hisbol, La Paz.

Recibido: 21/11/2010
Aceptado: 24/09/2012